

**HAVRELLA, GENRE NOUVEAU D'OSCILLAIRES DÉCOLORÉES :
PREMIÈRES OBSERVATIONS
SUR L'ÉCOLOGIE, LA CYTOLOGIE ET LA SYSTÉMATIQUE***

par Gérard BRETON¹ ■ Patrice SAULOT¹

RÉSUMÉ. — Les auteurs décrivent un genre nouveau de Cyanophycées, *Havrella*, proposé pour des espèces apochlorotiques précédemment rangées parmi les Bactériophycées sous le nom générique de *Beggiatoa*, qui sont animées de mouvements analogues à ceux des Oscillaires, et dont les cellules contiennent une grande vacuole centrale. Ils donnent les résultats de leurs premières observations sur la cytologie, l'écologie et la systématique de cet organisme.

ABSTRACT. — The authors describe a new genus of Cyanobacteria, *Havrella*, put forward for apochlorotic species formerly listed under the generic name of *Beggiatoa* which move like *Oscillatoria* and the cells of which contain a big central vacuole. The authors give the results of their first observations on cytology, ecology and taxonomy of this organism.

ZUSAMMENFASSUNG. — Die Verfasser beschreiben hier eine neue Gattung von Cyanophyceen. Sie schlagen den Namen *Havrella* für diese apochlorotischen Arten, die früher unter den Bakteriophyceen mit dem generischen Namen *Beggiatoa* klassifiziert waren vor. Ihre Bewegungen sind mit denjenigen der *Oscillaria* ähnlich. Ihre Zellen enthalten eine Grosse zentrale Vakuola. Die Verfasser erteilen hier die Ergebnisse ihrer ersten Betrachtungen über Cytologie, Ökologie und Systematik dieses Organismus.

MOTS CLÉS : procaryote apochlorotique, Cyanophycées, vacuole, soufre, milieu marin, milieu réducteur, *Havrella* gen. nov., *Havrella mirabilis* (Cohn) comb. nov.

INTRODUCTION

L'un de nous (G.B.) repérait en plongée le 4 avril 1981, en surface de la vase du cul-de-sac oriental du Canal Central Maritime (Port du Havre), par - 9 m, un feuillage d'organismes blancs qui avaient alors été décrits provisoirement (BRETON, 1981) comme un mélange d'*Achroonema* Skuja et de *Beggiatoa* Trevisan, après examen des préparations microscopiques extemporanées.

* Communication présentée au Colloque de la Société Phycologique de France à Caen (25-27 avril 1986), en hommage à Madame le Professeur P. GAYRAL.

1. Muséum d'Histoire Naturelle, Place du Vieux-Marché, 76600 Le Havre.

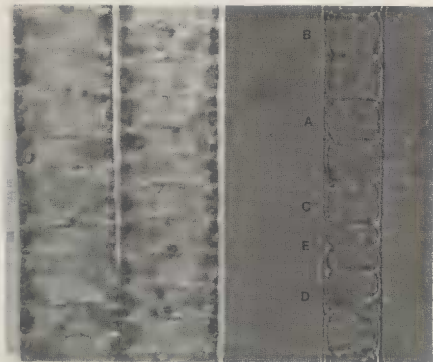


fig. 1 _____

fig. 2 _____

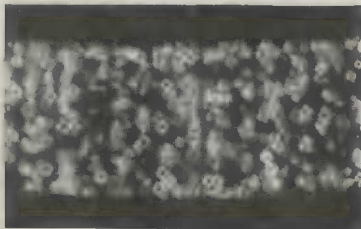


fig. 3 _____

Des plongées ultérieures sur le même site montrèrent que la population avait disparu. Aucun matériel n'avait été conservé. Ce n'est que deux ans et demi plus tard, le 27 octobre 1983, qu'une plongée dans un bassin fermé du Port du Havre permit de repérer à nouveau une population dense de cet organisme. Les observations ont pu se poursuivre depuis, principalement pendant les hivers 1983-84 et 1984-85, et l'abondance du matériel a permis d'en faire une étude cytologique et écologique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des échantillons, repérés en plongée en scaphandre autonome, ont été prélevés à l'aide de seringues de 50 ml qui permettent d'aspirer de manière suffisamment sélective les filaments sans trop de vase et/ou d'eau (cf. ci-dessous). Les prélèvements ont pu être maintenus sinon en culture, du moins en survie, pendant quelques semaines, au réfrigérateur ou au froid. Les observations microscopiques ont été faites sur un microscope Nachet 400, équipé de fond clair, contraste de phase, contraste interférentiel et lumière polarisée. Elles ont, pour la plupart, porté sur le matériel vivant, monté entre lame et lamelle dans de l'eau de mer. Cependant, les filaments étant très mobiles, le plus grand nombre de microphotographies, en noir et blanc et en couleurs, ont été réalisées sur des préparations temporaires de matériel fraîchement immobilisé, par exemple en déposant une goutte d'eau de mer formolée à 1:6 au bord de la lamelle.

Du matériel a été fixé dans l'eau de mer formolée : plusieurs observations quelques minutes, quelques jours ou plus d'un an après fixation, ont permis de contrôler que cette fixation n'altère en rien les caractères morphologiques et les mensurations (mesurées au micromètre) notés sur le matériel vivant et observés en microscopie photonique.

RÉSULTATS

CYTOMORPHOLOGIE

Les filaments se présentent sous forme d'un feutrage blanc laiteux sur la surface de la vase noire. Ils apparaissent flexueux et prostrés, leur assemblage évoquant la structure de certains tampons à récurer (Scotch brite R).

Sous le microscope, la population est très hétérogène. En effet, le diamètre des trichomes est très variable (15 à 55 μm); la longueur des cellules est toujours

Pl. 1. — Fig. 1 : Coupe optique, fond clair. Ces deux filaments montrent la remarquable constance du diamètre des cellules pour un trichome donné. — Fig. 2 : Coupe optique, fond clair. Sur ce filament pauvre en soufre il est facile de voir la croissance centripète des cloisons au cours de la division cellulaire (cinq étapes visibles ici : A-B-C-D-E). — Fig. 3 : Vue de surface, lumière polarisée analysée. Grains de soufre montrant le phénomène de la croix noire. — Sur chaque figure, le trait représente 20 μm .

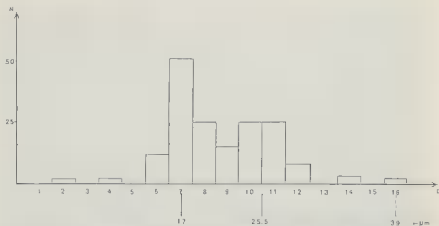


Tableau I. — Effectifs des diamètres du trichome de 170 individus, mesurés à l'objectif 40x
 En ordonnées : N = effectifs; en abscisses : D = divisions du micromètre oculaire;
 1 division = 2,42 μm . — Cherbourg - Bassin du Commerce, 10.11.1984.

inférieure au diamètre du trichome, souvent très inférieure, en particulier pour les trichomes de grand diamètre. En revanche, le diamètre d'un trichome donné est remarquablement stable, mesuré sur des organismes prélevés depuis peu et rapidement montés entre lame et lamelle soutenue (Fig. 1). Ceci est bien en accord avec les observations rapportées par PRINGSHEIM (1963).

Des trichomes ou des filaments de diamètre inférieur à 15 μm (modes à 5 μm et à 10 μm environ) se trouvent toujours mêlés aux trichomes de fort diamètre (15 à 55 μm) et pourraient se rapporter à *Beggiatoa* ssp. Les cellules sont plus larges que longues.

Les mesures diamètre-longueur des cellules ont permis de construire des histogrammes (tableau I). Ceux-ci ne montrent pas de bimodalité significative et constante qui aurait pu amener à suivre KLAS (1937) dans les coupures systématiques qu'il établit dans les populations.

Les trichomes vivants sont animés d'un mouvement de glissement souvent couplé avec une rotation axiale. Le sens du glissement peut s'inverser sans que la rotation cesse, de sorte qu'il n'est pas possible de définir un sens de rotation. Des préparations extemporanées montées avec de l'eau de mer chargée en encre de Chine permettent de mettre en évidence un manchon muqueux glissant le long du trichome [(selon la technique de WALSBY, 1968) confirmant les observations de KEIL (1912) rapportées par PRINGSHEIM (1963)].

La croissance du trichome se fait par cloisonnement transversal avec développement centripète des cloisons. Cette division a pu être clairement observée sur des trichomes à l'état frais, pauvres en granulations (Fig. 2, ABCDE), ou

même sur du matériel déshydraté, (série des alcools), désulfurisé (benzène) puis réhydraté (série décroissante des alcools).

La paroi cellulaire est très fine (limite de résolution du microscope photonique). Ceci est confirmé par une première observation en microscopie électronique (étude en cours).

Le cytoplasme contient une quantité variable de granulations. Les plus visibles, très réfringentes, sont attribuées à des grains sphériques de soufre. De diamètre extrêmement variable (jusqu'à 2,5 μm), leur structure est fibroradiée : ils montrent le phénomène de croix noire en lumière polarisée (Fig. 3). L'extraction benzénique *in situ* suivie d'évaporation conduit à un évaporat cristallisé dont les propriétés cristallographiques (forme cristalline, associations, biréfringence, angle d'extinction) observées au microscope polarisant et comparées à celles d'un témoin permettent de confirmer la nature chimique. La charge en soufre remarquablement constante dans les cellules d'un trichome donné contraste avec la variabilité à l'intérieur de la population, en accord avec les observations de JOHNSON & BAKER (1974). En outre, le contraste interférentiel met en évidence dans le cytoplasme de nombreux corps figurés sidérophiles de 1 μm environ (ainsi que l'ont confirmé quelques essais de coloration *in toto* de l'organisme, en particulier par l'hématoxyline ferrique), dont la nature est encore inconnue. Ces corps ont déjà été signalés par HINZE (1901).

La cellule terminale, dite «apicale» est hémisphérique sur sa face libre (Fig. 4). Elle apparaît souvent très pauvre en grains de soufre. Elle se forme lors de la rupture d'un filament par évolution à partir d'une «nécrie» *sensu* PRINGSHEIM (1963).

Il est vraisemblable que de telles ruptures constituent un mode de multiplication végétative efficace.

Dans toutes les cellules, y compris celles des trichomes appauvris ou apparemment dépourvus de soufre, le cytoplasme est repoussé contre les limites cellulaires. Ceci est particulièrement visible en coupe optique. Le centre de la cellule est largement occupé par une vacuole (Fig. 5), parfois traversée de travées cytoplasmiques.

Les cellules des trichomes de fort diamètre contiennent parfois dans la vacuole un ou plusieurs granules en forme de navette bien visibles au contraste de phase (Fig. 6). Ils sont agités de mouvements browniens. Les filaments plus fins laissent voir, dans les cas favorables, par exemple dans la cellule «apicale», de fines particules agitées elles aussi de mouvements browniens. Des diamètres de plus de 50 μm , dimension importante pour un trichome de Cyanophycée, et la plus grande souplesse des trichomes constatée pour les filaments de diamètre assez important, en accord avec PRINGSHEIM (1963), sont sans doute à mettre en rapport avec cette vacuole. Le rouge neutre colore le suc vacuolaire de ces cellules vivantes et, dans bien des cas la turgescence provoque une torulotion assez nette quoiqu'irrégulière (Fig. 6). Lorsque des contraintes mécaniques (liées au poids de la lamelle) et/ou des problèmes osmotiques entraînent la mort des cellules, celles-ci après gonflement, peuvent présenter un cytoplasme réticulé.

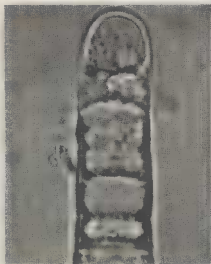


fig.4 _____



fig.6 _____

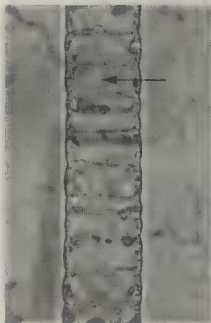


fig.5 _____



fig.7 _____

Les filaments de diamètre fort ou moyen finissent par éclater libérant un cytoplasme d'aspect mousseux (Fig. 7). Cette réticulation et ce cytoplasme mousseux après cytololyse, évoquent les manifestations morphologiques liées à l'agonie cellulaire après désordres osmotiques majeurs, telles qu'elles sont connues dans d'autres groupes. Par ailleurs, il a été possible de mesurer la très nette diminution du diamètre d'un filament après le dépôt d'une goutte d'eau saturée en NaCl sur le bord de la lamelle. Ce trichome vivant de 41 μm a présenté une forte exagération de ses mouvements et s'est trouvé réduit à 34 μm de large en prenant un aspect irrégulier. Ce phénomène n'a pas atteint les trichomes de faible diamètre (17 μm).

DISTRIBUTIONS GÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIQUE

Les populations ont été repérées en de nombreux points du Port du Havre, presque toujours dans les bassins à flot anciens ou dans le Grand Canal du Havre (BRETON, 1981, p. 46). Les points et dates de prélèvement sont : cul-de-sac oriental du Canal Central Maritime : 4.04.81, 18.11.83; bassin fermé entre le Pont IV et le Pont III : 27.10.83, 10.11.83, 23.11.83, 8.12.83, 16.12.83, 13.1.84, 8.08.84, 30.10.84, 8.11.84; Pont V, Quai de Moselle - W, Bassin de la Barre : 13.01.84; Quai Frissard, Quai de la Saône : 9.10.84; Quai de Moselle : 22.10.84; Bassin de Vauban - E : 14.11.84; Quai Georges V V - E : 20.11.84, ainsi que dans le port de Cherbourg (Bassin du Commerce : 10.11.84). Dans ce dernier cas, la population était développée au moins sur plusieurs centaines de mètres carrés. Le 16.12.1983, une évaluation semi-quantitative basée sur une cartographie approximative de sa répartition (plusieurs plongeurs suivant des caps parallèles au fond) montrait qu'elle recouvrait 2000 m² environ de vase du bassin fermé entre le Pont III et le Pont IV.

Les populations denses ont été observées en hiver essentiellement. Les rares organismes repérés entre mai et septembre appartenaient à des populations localisées.

Notre taxon est benthique. Il forme un tapis blanc laiteux, pouvant aller jusqu'à 0,5 cm d'épaisseur qui peut, lorsque la densité de la population est très forte, former un réseau dont les nœuds se soulèvent en petites pointes (BRETON, 1981, fig. 2, p. 55).

- Pl. II - Fig. 4 : Coupe optique, fond clair. Filament pauvre en soufre avec cellule apicale. - Fig. 5 : Coupe optique, fond clair. La grande vacuole centrale, parfois traversée de trave de cytoplasme (flèche), est bien visible sur ce filament de diamètre moyen. - Fig. 6 : Vue de surface, contraste de phase. Ce filament montre une torulation de toutes ses cellules, les granules de soufre fortement réfringents, les plus petits granules sidérophiles, ainsi qu'une inclusion intravacuolaire en forme de navette (flèche). - Fig. 7 : Contraste interférentiel. Éclatement des cellules libérant un cytoplasme mousseux. - Sur chaque figure le trait représente 20 μm .

Ce tapis est suffisamment résistant et cohérent, s'il est épais, pour ne pas être mobilisé par un courant de palmage de plongeur (sauf déchirure initiant un délabrement).

Les trichomes se trouvent exclusivement à la surface d'une vase noire, organique, putride, sulfureuse.

Si le fond est hétérogène (mosaïque de vase réductrice et de vase oxydée), la répartition de l'organisme ne débordé jamais des zones de vase réductrice. Une analyse de cette vase, prélevée le 8.12.83 sous un tapis de trichomes (analyse du Laboratoire Municipal du Havre) montre les caractères très particuliers du milieu :

Extrait sec 28,2 %

Sulfures (% S²⁻) = 1,98 % de la matière sèche

Matière organique totale = 9,97 % de la matière sèche

pH = 7,88

Potentiel d'oxydo-réduction = - 280 mV

rH = 6

Pour comparaison, l'eau juste au-dessus du tapis d'algues, avec 30,3 % NaCl; un pH de 7,65; un Eh de +18 mV et un rH de 16 traduit, elle, des conditions de vie aérobie.

Le tapis se forme donc à l'interface, entre une vase très fortement réductrice, chargée en sulfures, et une eau normalement oxygénée.

Il est à noter que les caractères de cette vase (Eh = - 280 mV, pH = 7,88) placent les organismes étudiés en limite du domaine d'existence des bactéries sulfato-réductrices, hors du domaine d'existence des algues colorées, thiobactéries, etc., dans le diagramme Eh = f (pH) décrit par BAAS-BECKING & FER-GUSON, in FOGG & al. (1973).

Dans ces conditions, on ne s'étonnera pas de la pauvreté de l'environnement biotique de l'organisme étudié.

Le macrobenthos comporte des espèces vagiles, tolérant les conditions réductrices comme *Anguilla anguilla* L. et *Carcinus moenas* L. Les Nématodes sont les éléments les plus fréquents du microbenthos. N. Gourbault y a déterminé : *Metoncholaimus pristiurus* (Zur Strassen, 1894), dominant, signalé classiquement dans les vases noires et organiques et, par ordre décroissant de fréquence, des espèces limicoles ubiquistes : *Sabatieria vulgaris* (de Man, 1907); *Prochromadorella ditlveeni* (de Man, 1922); des représentants de la famille des Oncholaimidae; *Monchystra* sp. (2 sp.); *Prochromadorella attenuata* (Gerlach, 1952); ? *Terschellinia communis* (de Man, 1888); *Neochromadora poecilosomoides* (Filipjev, 1918).

On trouve en outre quelques Oligochètes qui n'ont pas été déterminés mais dont certains se nourrissent sûrement de notre algue : un seul d'entre eux a transformé 20 cm² d'une population de cette algue en pelotes fécales, en quelques jours seulement.

Les Protozoaires sont représentés principalement par les Ciliés.

Aux trichomes étudiés sont toujours mêlés quelques trichomes d'*Oscillatoria* Vaucher colorés, en faible nombre. Les Diatomées observées dans les prépara-

tions n'appartiennent pas à la biocénose : il s'agit souvent de formes planctoniques tombées, rarement de benthiques et dans ce cas elles ont été remaniées accidentellement depuis des zones de vases oxydées proches. Les bactéries sont abondantes : cocci, bacilles, ou spirochètes. Elles sont parfois suffisamment abondantes pour former des voiles ou des bouffées pouvant être occasionnellement confondues en plongée avec les voiles de nos algues.

Notons que, en un point donné, la population peut disparaître entre deux plongées espacées de quelques jours.

DISCUSSION

Écologie

Les données recueillies sur l'écologie de notre organisme n'appelleront pas d'autre remarque que l'évocation d'une observation de FENCHEL (1969, p. 65-66) permettant, par analogie, d'expliquer les brusques « disparitions » des populations étudiées : plutôt qu'une mort massive en fin de prolifération, nous émettons l'hypothèse que la population subit des déplacements verticaux, s'enfonce dans le substrat, en suivant le déplacement vertical de la discontinuité Redox. La population ne serait donc visible en plongée que lorsque la discontinuité Redox « crève » la surface du sédiment, ce que confirme la couleur noire très constante de la vase sur laquelle on observe l'algue.

Cytologie

Nos observations sur la cytologie confirment point par point celles des anciens auteurs.

COHN (1865) dessine, dans le cytoplasme de *Beggiatoa mirabilis* Cohn des grains de soufre rejetés à la périphérie. Il souligne alors la souplesse des filaments. En 1867, il parle de vacuole.

HINZE (1901 et 1902) donne une description très fine de la cytologie de *Beggiatoa mirabilis* : croissance centripète des cloisons, répartition du soufre, autres enclaves cytoplasmiques, corpuscule en navette intravacuolaire (qu'il interprète comme un cristal, ce qui est vraisemblable), vacuole et sa membrane endoplasmique. Il évoque les réponses de *Beggiatoa mirabilis* aux variations osmotiques, sujet que reprendront de manière détaillée RUHLAND et HOFFMANN (1926), et il décrit précisément la réticulation du contenu cellulaire et l'extrusion d'une « mousse » de cytoplasme à la mort de la cellule. Lors des tentatives de plasmolyse, nous n'avons pas noté, contrairement à RUHLAND et HOFFMANN (1926), de décollement de la gaine. Dans nos observations, celle-ci semble suivre passivement la rétraction de la cellule. DANGÉARD (1950), s'appuyant sur des observations en microscopie photonique d'algues ayant subi une coloration vitale décrit un vacuome généralisé chez les Cyanophycées. Si une telle généralisation apparaît abusive, il n'en demeure pas moins que les oscillaires pigmentées et au trichome de fort diamètre (*O. princeps* Vaucher) dans lesquelles il décrit une grande vacuole pourraient constituer un matériel de comparaison intéressant.

Récemment, COUTÉ (1979) décrit, sur du matériel fixé du bassin de la Seine, *Oscillatoria exilis* var. *sequana* Couté avec un « contenu cellulaire réticulé (qui rappelle celui d'*Oscillatoria ucrainica* Vladimirova) ».

Les études récentes sur *Beggiatoa* Trévisan (MAIER & MURRAY, 1965) ne font plus référence à une grande vacuole centrale, mais témoignent cependant de l'existence d'un système membranaire intracytoplasmique distinct des thylacoïdes, système membranaire auquel nous relierons les phénomènes osmotiques notés par différents auteurs et par nous-mêmes.

Taxonomie

Dans ce travail préliminaire, nous n'entendons pas pousser très loin la discussion concernant les niveaux supérieurs de la systématique : Cyanophycée décolorée ou Bactérie ? et nous n'entendons pas non plus développer la controverse, ni prendre parti sur un niveau général.

Pour les uns (LEADBETTER, 1974; KLAS, 1937), au vu d'arguments physiologiques, les *Beggiatoacées* et les formes affines sont des Bactéries (*Beggiatoales* = *Flexibactériales*). Pour les autres (PRINGSHEIM, 1963) au vu d'arguments morphologiques, ces formes sont des Cyanophycées incolores : le lecteur se rapportera au sujet de cette controverse à l'excellente mise au point de BOURRELLY (1985, p. 298-299).

Nous avons opté dans ce travail pour un classement parmi les Cyanophycées au vu de trois caractères qui rapprochent notre matériel des *Oscillatoriaceae* (Gray) Bory de Saint Vincent :

- mouvements (encore que les *Flexibactériales* soient pareillement mobiles par reptation);
- dimensions et morphologie;
- mode de division.

Il va de soi que, seule, l'ultrastructure pourra apporter des éléments de réponse plus décisifs. Tout au plus peut-on prévoir que si elle devait confirmer la présence d'une vraie vacuole identique à celle des Eucaryotes, aucune des deux solutions taxonomiques possibles actuellement (Cyanophycée - Bactérie) ne serait intégralement satisfaisante.

SYSTÉMATIQUE

ORDRE DES NOSTOCALES (= OSCILLATORIALES)

Famille des *Oscillatoriaceae* (Gray, 1821) Bory de Saint-Vincent, 1827

Genre *Havrella*, gen. nov.

Derivatio nominis : Nous dédions ce genre à la Ville et au Port du Havre (Seine-Maritime, France).

Diagnose : *Trichomata libera, flexuosa, quae repunt adque rotantur, cellulis ecoloribus, latioribus quam longioribus, granulis sulphuris in peripherico cyto-*

plasmate inclusis, magna vacuola in medio omnium cellularum.

Trichomes libres, flexueux, mobiles par glissement et rotation. Cellules incolores plus larges que longues. Cytoplasme périphérique avec granules de soufre. Une grande vacuole centrale dans chaque cellule.

Nous créons ce genre pour toutes les espèces placées antérieurement parmi les Bactériophycées dans le genre *Beggiatoa* Trevisan qui possèdent des grandes vacuoles visibles en microscopie optique, et dont le diamètre des trichomes est grand : *Havrella mirabilis* (diamètre des trichomes 15-55 μm) inclut, à notre sens, l'espèce distinguée par KLAS (1937) sous le nom de *Beggiatoa gigantea* (diamètre des trichomes 26-55 μm). Le cas de *B. arachnoidea* Agardh (diamètre du trichome 5-14 μm) et de sa variété *marina* Hansgirg (*incerta sedis*) ne peuvent être tranchés maintenant : seul un nouvel examen de l'espèce permettra de confirmer s'il convient de la rapporter au genre *Havrella*. La présence reconnue, sinon d'une vacuole *stricto sensu* (c'est-à-dire caractérisée par son ultrastructure), du moins d'une cavité intracytoplasmique à contenu liquide fonctionnant comme telle (phénomènes osmotiques. *cf. supra*) entraîne, à quantité égale de hyaloplasme, une augmentation notable du volume de la cellule : cette observation est corrélée avec notre choix, ci-dessous, des espèces à inclure dans le genre *Havrella* : il s'agit de celles dont le diamètre du trichome est le plus grand, atteignant la taille maximum observée de 55 μm . *Havrella* apparaît donc comme un genre tout à fait original par la mosaïque des caractères qu'il regroupe : caractères d'algue bleue décolorée (morphologie, mouvements, division cellulaire), de bactérie sulfuro-oxydante (trophisme, métabolisme et écologie) et, enfin, sous réserves d'examen ultrastructural conséquent, d'eucaryote (vacuole) : les problèmes phylétiques concernant les organismes en limite de ces trois groupes se trouvent, une fois de plus, posés.

Espèce : *Havrella mirabilis* (Cohn) comb. nov.

Basionyme : *Beggiatoa mirabilis* Cohn, *Hedwigia*, 1865, 4, pp. 81-82, pl. 1, fig. 1.
Synonyme : *Beggiatoa gigantea* Klas, *Arch. Mikrobiol.* 1937, 8, pp. 318-319, fig. 5.

La systématique des espèces antérieurement placées parmi les Bactériophycées dans la famille des Beggiatoaceae Migula est essentiellement basée sur les dimensions des cellules (*cf.* LEADBETTER, 1957) et, en ce sens, les limites entre espèces apparaissent comme arbitraires, sauf si, bien sûr, il y a un hiatus entre les limites de variations de deux espèces voisines. C'est ce qu'affirme KLAS (1937) pour des populations à *B. mirabilis* Cohn (15-21 μm) et *B. gigantea* Klas (26-43 μm), provenant du Port de Split (Yougoslavie). Nous n'avons pas retrouvé ce hiatus. Tout au plus, une répartition des classes de diamètre du trichome d'une population de *Havrella* (Cherbourg, 10.11.84) montre-t-elle sur 170 mesures, une discrète bimodalité (modes à 17 et 25,5 μm) non significative, à notre avis.

Les espèces plus ténues n'ont pas de vacuole centrale nette en microscopie photonique. Restent donc incluses dans le genre *Beggiatoa* : *B. alba* Trevisan

(TREVISAN, 1845), *B. leptomiformis* (Meneghini) Trevisan (TREVISAN, 1842), *B. minima* Winogradsky (WINOGRADSKY, 1888).

CONCLUSIONS

Cette première étude permet de mettre en évidence les originalités de *Havrella*, mosaïque de caractères

- d'algue bleue : sa morphologie, ses mouvements, son mode de division sont ceux d'une Oscillaire décolorée, d'une Cyanophycée apochlorotique;
- de bactérie : son écologie - coloniser la surface d'une vase marine réductrice, chargée en sulfures, nauséabonde - est celle d'une bactérie mixotrophe sulfuro-oxydante.

Mais

- possédant une vacuole, caractère cytomorphologique original parmi les procaryotes où le reste de sa morphologie et son absence de noyau permettent de la classer. Cette vacuole explique à la fois sa sensibilité aux variations osmotiques, et le fort diamètre des trichomes.

Seule la poursuite de l'étude de ce matériel, en particulier de son ultrastructure, permettra d'avancer vers une meilleure compréhension des rapports phylétiques de cette étonnante mosaïque de caractères hétéroclites que constitue l'originale *Havrella*.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements vont d'abord à MM. Pierre BOURRELLY et Alain COUTÉ qui ont examiné notre matériel, guidé nos premiers pas dans cette étude et apporté de judicieux conseils techniques et rédactionnels.

Nous avons trouvé auprès de l'équipe du laboratoire d'Anatomo-pathologie du C.H.R. du Havre, dirigé par le Docteur Daniel GRUCHY, un appui important : nous l'en remercions. Notre gratitude va également à Melle Nicole GOURBAULT (Zoologie des Vers, M.N.H.N.) et à Mme SAVALLÉ. Nous ne saurions enfin oublier l'aide des plongeurs dont la collaboration a été précieuse sur le terrain : - Th. VINCENT et A. HAVARD du Muséum du Havre; - les plongeurs des Sapeurs-Pompiers du Havre, et parmi eux, tout particulièrement Guy VIGNERON, infatigable préleveur de *Havrella*; - les plongeurs de l'A.S.A.M. de Cherbourg; - les plongeurs du Port Autonome du Havre.

Madame BILLARD a, enfin, accepté de relire et critiquer notre manuscrit : sa forme définitive lui doit beaucoup et nous l'en remercions vivement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOURRELLY P., 1985 - Les algues d'eau douce, initiation à la systématique III : Les algues bleues et rouges. Paris, Boubée, 606 p., 139 pl.

- BRETON G., 1981 — Observations sur l'écologie et les peuplements des bassins du port du Havre (France). *Bull. Trim. Soc. Géol. Norm. et Amis du Muséum du Havre* 68 (4) : p. 48 et fig. 2, p. 55.
- COHN F., 1865 — Zwei neue Beggiatoen. *Hedwigia* 4 : 81-84.
- COUTÉ A., 1979 — Cyanophycées planctoniques du bassin de la Seine. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris)*, 4e sér., 1, sect. B, 4 : 267-283.
- DANGEARD P.-A., 1945-1950 — Mémoire sur la structure des Cyanophycées et le comportement de leur vacuome. *Botaniste* 30 (1-6) : 341 p.
- FENCHEL T., 1969 — The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the cited protozoa. *Ophelia* 6 : 1-182.
- FOGG G.-E., STEWART W.-D.-P., FAY P. & WALSBY A.-E., 1973 — *The blue green algae*. London and New York, Academic Press, 459 p.
- HINZE G., 1901 — Ueber den Bau der Zellen von *Beggiatoa mirabilis* Cohn. *Berichte der deutschen Botanischen Gesellschaft*, Neunzehnter Jahrgang, Band XIX, Gebrüder Borntraeger Berlin : 369-374; pl. 18.
- HINZE G., 1902 — Untersuchungen über den Bau von *Beggiatoa mirabilis* Cohn. *Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel, N.F.* - 6 : 188-208. Pl. 24.
- JOHNSON F.-H. & BAKER R.-F., 1947 — The electron and light microscopy of *Beggiatoa*. *J. Cell. Comp. Physiol.* 30 (2) : 131-145, pl. 1 et 2.
- KEIL F., 1912 — Beiträge zur Physiologie der farblosen Schwefelbakterien. *Beitr. Biol. Pflanzen* 2 : 335-372.
- KLAS Z., 1937 — Über den Formenkreis von *Beggiatoa mirabilis*. *Arch. Mikrobiol.* 8 : 312-320.
- LEADBETTER E.-R., 1974 — Genus *Beggiatoa*. In BUCHANAN R., GIBBONS N.-E. (Eds.), *Bergey's manual of determinative bacteriology*, 8th ed. Baltimore, Williams and Wilkins Co., 113-114.
- MAIER S. & MURRAY R.-G.-E., 1965 — The fine structure of *Trioplaca ingraca* and a comparison with *Beggiatoa*. *Canad. J. Microbiol.* 11 : 645-655.
- PRINGSHEIM E.-G., 1963 — *Farblose Algen. Ein Beitrag zur Evolutionforschung*. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, 471 p.
- RABENHORST L., 1865 — *Flora europaea algarum aquae dulcis submarinae*, Sect. II, Leipzig, Kummer, 319 p.
- RUHLAND W. & HOFFMANN G., 1926 — Die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis*. Ein Beitrag zur Ultrafiltertheorie Des Plasmas. *Planta* 1 : 1-83.
- TREVISAN V., 1842 — *Prospetto della flora Euganea. Coi tipi del Seminario*, Padova : 1-68.
- TREVISAN V., 1845 — *Nomenclator algarum*. Impr. du séminaire, Padoue : 58-59.
- WALSBY A.-E., 1968 — Mucilage secretion and the movements of blue-green algae. *Proto-plasma* 65 : 223-238.
- WINOGRADSKY S., 1888 — *Beitrag zur Morphologie und Physiologie der Bakterien I, Schwefelbakterien*. Leipzig, Arthur Felix : 1-120.